

胡桃目的分化、进化和系统关系*

路安民 张志耘

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

THE DIFFERENTIATION, EVOLUTION AND SYSTEMATIC RELATIONSHIP OF JUGLANDALES

LU AN-MING ZHANG ZHI-YUN

(Laboratory of Systematic & Evolutionary Botany, Institute
of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Summary The present paper discusses the differentiation, evolution and systematic relationship of the order Juglandales, which contains *Juglandaceae* and *Rhoipteleaceae*.

1. The differentiation of sex

At the early stage of differentiation of Juglandales, the sexual differentiation played a great role and its trend is: bisexual flowers → polygamous flowers → inflorescences androgynous → inflorescences unisexual. As a result, flowers in the more advanced taxa are more reduced, i.e. their perianthes gradually reduced, or even disappeared, while their stigmas become more specialized. This fact indicates that Juglandales is one of the most advanced wind-pollinated taxa.

2. The dispersal and differentiation of fruits

The fruit of Juglandales is spread by the wind or animals. The fruits for animal dispersal are of the edible parts for animals. They evolved along the two pathways: (1) the wings developed from trilobed bracts (fused from 1 bract and 2 bracteoles), such as those of *Engelhardia* and *Oreomunnea*, evolved towards reduction, and as a result, their fruits have enlarged into wingless drupe-nuts (as in *Alfaroa*). (2) the fruits with two wings (as in *Pterocarya*) → the fruits with ring wings (as in *Cyclocarya*) → typical drupe-nuts (as in *Juglans*, *Carya*, *Annamocarya*). Therefore, we suggest that the fruits of Juglandales have evolved from wind-dispersed to animal-dispersed.

3. The differentiation of the habit

The types of winter buds indicate the states of habit in differentiation and evolution in Juglandales. In the author's opinion, *Juglandaceae* is of forest origin in tropical mountains with seasonal drought. Their primitive groups usually have naked buds (as in *Rhoipteleaceae*, *Engelhardia*, *Oreomunnea*, *Alfaroa*), while their more advanced groups have buds enclosed by scales, adapted to temperate and relatively dry circumstances and expanding their distributional areas. In the primitive section *Sinocarya* of *Carya*, plants have naked buds, however in the living plants of section *Carya* and section *Apocarya*, which are distributed in North America, all have bud

* 国家自然科学基金资助项目。

1988.09.21 收稿。

scales. This evidence shows that the differentiation of habit in Juglandales is from the one adapted to rather moist tropical and subtropical circumstances to the one adapted to rather dry temperate ones.

4. The geographical differentiation

One of the present authors (Lu, 1982) has made a detailed study on the geographical distribution of *Juglandaceae* and considers that the forest in tropical mountains with seasonal drought of central and South-western China and Northern Indo-China may be the birthplace of *Juglandaceae*. The family *Rhoipteleaceae* is distributed in Western Guizhou and Guangxi, East-southern Yunnan and Northern Viet-nam, where the primitive section *Psilocarpeae* of *Engelhardia* are also distributed. Therefore it is considered that the above-mentioned speculation is also applicable to Juglandales. The authors are of the opinion that *Juglandaceae* and *Rhoipteleaceae* may have a common ancestor, or at least, they might have together originated from the juglandales in the Late Cretaceous. Now this opinion still has been debated. Manchester (1987) holds that "Asia... has served as a refugium rather than as a cradle for juglandaceous taxa...", An Asian origin also seems unlikely because Asia lies outside of the Normapolles province from which the family probably evolved. The earliest centre of juglandaceous generic diversity appears to have been North America." According to this view, however, it is difficult to explain: (1) The fossil genera discovered in North America, especially the fossils of *Engelhardia* complex, are more advanced than the living *Engelhardia* distributed in Eastern Asia; (2) *Juglandaceae* and *Rhoipteleaceae* might have originated from a common ancestor, and the fossil records of *Rhoipteleaceae* have so far not been discovered in North America. These two facts seem to indicate that *Juglandaceae* have originated from Asia rather than from North America. Unfortunately the fossil records of Juglandales in Asia are inadequate for solving the problem.

5. The systematic relationship of Juglandales

There are three different points of view in the four published systems of anigosperms in 1980's, i.e. (1) Including Juglandales in subclass Hamamelidae (Takhtajan, 1980; 1987; Cronquist, 1981); (2) Considering Juglandales and the most other orders (except Urticales) of Hamamelidae as the members of Rosiflorae (Dahlgren, 1983); (3) Grouping *Juglandaceae* and *Rhoipteleaceae* into the suborder Juglandineae, which is placed in the order Rurales and considered closely related to *Anacardiaceae* (Thorne, 1983). The present authors, on the basis of the data from modern and fossil palynology, wood anatomy and serology etc., consider that Juglandales is closely related to Myricales and Fagales, rather than to *Anacardiaceae*, and is one of the most advanced taxa in Hamamelidae.

Key words Juglandales; *Juglandaceae*; *Rhoipteleaceae*; differentiation; evolution; systematic relationship

摘要 本文所讨论的胡桃目的概念包括胡桃科和马尾树科。作者详细地对该类群植物性的分化, 果实传播方式及分化, 生态及地理的分化等方面进行了较系统的分析, 最后探讨了该目的系统位置, 认为胡桃目与杨梅目和山毛榉目有密切的联系, 是金缕梅类植物演化最高级的一个类群。

关键词 胡桃目; 胡桃科; 马尾树科; 分化; 进化; 系统关系

作者在进行《金缕梅亚纲科的谱系分支、地理分布和进化》项目中的研究, 这需要首先

回答如下问题：金缕梅亚纲 (Hamamelidae) 作为一个单元发生群应该包括那些科？胡桃目是否是其中的一个成员？它的系统关系如何？本文报道这方面的部分研究结果。

一、马尾树科和胡桃科

自 1932 年 Handel-Mazzetti 以产于中国贵州的马尾树 *Rhoiptelea chilantha* Diels et Hand. -Mazz. 为模式建立了单型科——马尾树科 (*Rhoipteleaceae*), 并把该科归属于荨麻目 *Urticales*。此后, 除 Diels (1936) 沿用这样处理之外, 多数植物学家 (Withner, 1941; Hutchinson, 1959; Manning, 1970; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981; Dahlgren, 1983; Thorne, 1983) 认为它与胡桃科 (*Juglandaceae*) 近缘。值得提到的是在黄野萝 (1937) 翻译的“双子叶植物分类” (哈钦松著, 1926) 中, 胡先骕新增加了穗果木科 (即马尾树科), 并自立为穗果木目——*Rhoipteleales* (即马尾树目), 位于荨麻目附近。后来, 在他发表的新分类系统 (Hu, H. H., 1950) 中, 已将马尾树目移至近胡桃目 *Juglandales*。匡可任在中国科学院植物研究所 (1954) 集体翻译的“有花植物科志” (哈钦松著, 1934) 中, 亦将马尾树目置于胡桃目附近。但也有学者 (Hjelmqvist, 1948; Erdtman, 1962) 根据花序或花粉的比较研究, 提出它与桦木科 *Betulaceae* 有密切关系。最近, Takhtajan (1987) 将马尾树目 (只含马尾树科) 放在包括杨梅目 (*Myricales*) 和胡桃目在内的胡桃超目 *Superorder Juglandanae* 中。张芝玉 (1981) 为了探讨马尾树科的系统位置, 从外部形态、花粉形态、叶、叶节和木材解剖学性状等方面, 对马尾树科同胡桃科、桦木科、榆科进行了全面的比较, 赞成马尾树科与胡桃科有密切的关系, 两个科应组成一目——胡桃目, 作者赞成这样的处理。因此, 本文分析时, 胡桃目的概念包括马尾树科和胡桃科。

二、胡桃目的分化和演化

1. 性的分化

Manning (1938, 1940) 曾经假设胡桃科由“前胡桃科”植物演化来的, 他描述“前胡桃科”植物的花包在一个大的可能不分裂的苞片和两个小苞片中; 花为两性花, 具 4—5 (—6) 枚花被片, 上位子房, 具 3—4 枚心皮, 柱头短而扩大; 果实小, 可能是室背开裂的蒴果, 没有翅; 具高度分枝的复合柔荑状圆锥花序。

在胡桃目植物分化的早期, 由于适应风媒传粉, 性分化在进化过程中有决定性的意义。基本的进化趋势是: 两性花→杂性花→雌雄同序→雌雄异序。在现存的类群中, 马尾树科的花及花序最接近于“前胡桃科”植物, 表现在花为杂性花, 即由 1 朵两性花和 1—7 朵 (常 3) 雌性花组成二歧团伞花序, 花被片 4 枚, 离生, 排列成一轮, 两性花具等距离离生的 6 枚雄蕊, 雌蕊 1 枚, 上位, 2 室, 其中 1 室具 1 枚胚珠, 另室退化而无胚珠, 柱头离生, 鲜红色, 薄片状, 两侧并行。黄杞属 *Engelhardia* 是现存胡桃科植物最原始的属, 其中原始的裸果黄杞组 *Sect. Psilocarpeae* 出现了两性花序, 常为一条顶生的雌花序及数条雄花序排列成圆锥式花序束, 雄花具 4 枚花被片, 雄蕊 3—15 枚, 雌花的花被片部分贴生于子房, 雌蕊由 2 合生心皮组成, 内具 1 不完全隔膜而成不完全 2 室或具主隔膜及次隔膜而成不完全 4 室, 具 2 或 4 深裂的柱头。化香树属 *Platycarya* 是在胡桃科演化的早期就与其它类群分开的一个演化支, 其雄花序及两性花序共同组成直立的伞房状花序束,

排列于小枝顶端,生于中央顶端的1条为两性花序,两性花序的下部为雌花序,上部为雄花序,生于两性花序下方周围者为雄性穗状花序;雄花进一步减化,无小苞片和花被片,雄蕊常8枚(稀6或7枚);在雌花序中,苞片密集而成覆瓦状排列,每苞片内具1雌花,雌花具2小苞片,无花被片,子房1室,柱头2裂,内面具柱头面。青杨属 *Cyclocarya* 发展为单性花序,雄花序3条或稀2—4条成束生于叶痕腋内的花序总梗上;雌花序单独顶生;雄花辐射对称,花被片4枚,花托圆形,雄蕊20—30枚;雌花具4枚花被片,位于子房上端,因而子房呈下位,2心皮位于正中线上,内具1不完全隔膜而在子房底部分成不完全2室,柱头2裂,裂片羽毛状。枫杨属 *Pterocarya* 的雄花序单独生于小枝上端的叶丛下方;雄花两侧对称,4枚花被片中仅1—3枚发育,雄蕊9—15枚;雌花序单独生于小枝顶端;雌花辐射对称,苞片1枚及小苞片2枚各自离生,贴生于子房,花被片4枚,在子房顶端与子房分离,子房下位,两心皮,内具2不完全隔膜而在子房底部分成不完全4室,柱头2裂,裂片羽状。胡桃属 *Juglans* 的雄性柔荑花序单生于上一年生枝条的叶痕腋内;雄花的苞片、2枚小苞片及3枚花被片都贴生于花托,雄蕊4—20枚,插生于扁平而宽阔的花托上;雌花序穗状,顶生于当年生小枝,雌花的苞片与2枚小苞片愈合成一壶状总苞并贴生于子房,花被片4枚,长于总苞,下部联合并贴生于子房;子房下位,不完全2—4室,柱头2裂,内方具柱头面。喙核桃属 *Annamocarya* 的雄性柔荑花序具多数雄花,常5(稀3—9)条成一束,生于花序总梗上,雄花苞片和2枚小苞片愈合贴生于不显著的花托上,花被片退化,雄蕊5—15枚;雌性穗状花序顶生于当年生小枝,具3—5朵雌花;雌花苞片和小苞片同形,愈合形成一个顶端具6—9尖裂的壶状总苞,并贴生于子房,花后随子房增大,无花被片,子房下位,两心皮,不完全4室,花柱膨大,近于球形,柱头2裂,裂片半圆柱形。山核桃属 *Carya* 的雄性柔荑花序具多数雄花,常3条成1束,生于花序总梗上,总梗自上一年生枝条顶端芽鳞腋或叶痕腋内生出,也有生于当年生枝的苞腋或叶腋;雄花苞片和2小苞片愈合贴生于不显著的花托,无花被片,雄蕊3—10枚;雌性花序穗状、顶生;雌花苞片和3枚小苞片愈合而形成4浅裂的壶状总苞,并贴生于子房,无花被片,子房下位,两心皮,花柱盘状,子房基部不完全2—4室。

从上述分析中可以看出,在胡桃目植物性分化的过程中,进化水平较高的类群,花较为减化,花被片逐渐退化,甚至消失,而柱头则变得更为发达,说明胡桃目在适应风媒传粉的进化中,性的分化十分强烈。

2. 果实的传播方式及其分化

在胡桃目植物中,果实的传播显然有风传播和动物传播两种方式。风传播的果实常常是以具有不同类型的翅为特征,而动物传播的果实则多有可供动物食用的部份。马尾树科为具翅小坚果,果翅是由子房壁向外延伸而发育形成的,它与胡桃科的具翅小坚果并非同源,而胡桃科的翅是由苞片、小苞片或花被片与子房贴生的延伸部分。因此,这两个科果翅的出现是趋同演化的结果。在胡桃科中,根据系统发育的分析,果实的演化沿着两条路线(Stone, 1973)一条是由具3裂苞片(由1枚苞片和2枚小苞片形成的)发育而来的翅,如黄杞属及美黄杞属 *Oreomunnea*,到3裂苞片的翅退化变小而果实增大成核果状坚果,例如果黄杞属 *Alfaroa*,后者则有利于动物传播,这样一个进化途径已得到了化石证据的支持(Dilcher et al., 1976)。另一条路线则是由具2翅的果实,如枫杨属,到果

实具环形翅,如青钱柳属,它们的翅是由侧生的2枚小苞片发育来的;发展到典型的核果状坚果,如胡桃属、山核桃属和喙核桃属,它们的苞片和小苞片融合而形成外果皮,果实成熟后不规则开裂(胡桃属)或规则4—6瓣裂(山核桃属和喙核桃属)。化香树属则具有特别的球果状果序,果较小,具有扁压的边缘翅,其翅来源于侧生小苞片,该属的果实有可能是胡桃科的一种原始的果实类型,但由于化香树属在胡桃科植物演化的早期就分化出来,在现存的类群中,尚难看出它同其它两个分化途径的关系。总之,通过上述分析,胡桃目植物的果实是从风媒传播向动物传播演化的。

3. 生态的分化

冬芽是植物对于气候的综合反映,在胡桃目植物中,冬芽的分化不仅可以作为该群植物生态分化的重要指标,而且在不同的类群中也是它们进化水平的标志之一。由于胡桃目植物起源于带有季节性干旱的热带山地森林中(路安民,1982),它的原始类群绝大多数为裸芽,这无疑是祖先类型处于温暖和湿润环境的标志;在向温带及稍干旱的环境适应辐射过程中,比较进化的类群都出现了包被的芽鳞。马尾树科为裸芽;胡桃科现存的原始的黄杞复合群(包括黄杞属、美黄杞属和果黄杞属)植物均为裸芽;枫杨属枫杨组 *Sect. Pterocarya* 的高加索枫杨 *P. fraxinifolia*, 现在的分布区在高加索山脉和伊朗的北部,它是第三纪保存下来的一种孑遗植物,具有裸芽;山核桃属的原始类群裸芽山核桃组 *Sect. Sinocarya* 为裸芽;然而现在分布在北美的两个组:山核桃组 *Sect. Carya* 具覆瓦状排列的芽鳞,镊合芽鳞山核桃组 (*Sect. Apocarya*) 具镊合状排列的芽鳞。说明胡桃目植物是从热带和亚热带而比较湿润的环境向温带而较为干燥的环境分化,环境条件的变化也就成为促使胡桃目植物进化的重要因素。

4. 地理分化

路安民(1982)根据植物类群的系统发育和地理分布统一的原理,并结合胡桃科植物现代的分布格局和化石植物的分布式样,讨论了胡桃科的地理分布。提出东亚区的南部到东南亚区的北部,即中国中部和西南部以及中南半岛的北部是胡桃科的分布区中心或称第一分布中心;索诺拉区到加勒比区,即北美南部到中美是次生分布区中心或称第二分布中心。中国西南部到中南半岛北部带有季节性干旱的热带山地森林极可能就是胡桃科植物的发源地。而马尾树科的分布区在我国贵州南部、广西西部、云南东南部到越南北部,它的分布区也在胡桃科的黄杞属的原始组裸果黄杞组分布区范围之内。因此,对于胡桃科的地理分布的分析以及它们的地理分化同样适用于对整个胡桃目植物的分析。胡桃科和马尾树科有一个共同起源,至少在晚白垩世起源于前胡桃目 *Projuglandales*, 从古新世到始新世几乎所有的类型都出现了,到渐新世已广泛分布于北半球。这个论点目前还存在争论,Manchester(1987)认为:亚洲是现代属的分化中心,根据化石记录,这个地区可以看作是胡桃科植物的避难所而不是胡桃科的摇篮。但是按照这个观点,有两个疑问难于解答:1. 为什么现在在北美发现的化石属,特别是黄杞复合群的化石类型还比现存的、分布于东亚的黄杞属更为进化? 2. 马尾树科的化石在北美尚未发现,如何解释胡桃科和马尾树科的共同起源呢? 这两个问题的回答,只能说它们是起源于亚洲而不是北美洲。这一争论的解决,还有待于亚洲化石证据的进一步发掘。

三、关于胡桃目的系统关系

八十年代以来所修订的 4 个现代分类系统中,对于胡桃目的关系存在三种观点:1. 胡桃目作为金缕梅亚纲的成员 (Takhtajan, 1980, 1987; Cronquist, 1981); 2. 将胡桃目和金缕梅亚纲的其它主要目(除荨麻目 Urticales 等外)放在蔷薇超目 Rosiflorae (Dahlgren, 1983); 3. 将胡桃科和马尾树科组成一个亚目胡桃亚目 Suborder Juglandineae 放在芸香目 Rutales (Thorne, 1983)。Cronquist (1981) 对于胡桃目的系统关系也曾进行过讨论。在金缕梅亚纲中唯胡桃目具有羽状复叶,似乎同该亚纲的其它成员不相协调。加之,漆树科 Anacardiaceae 的某些成员表现出花减化的趋势、以及具有树脂、羽状复叶等性状,同胡桃科植物存在一定的相似性,因此有的学者 (Thorne, 1983) 认为胡桃目植物同漆树科有密切关系。但是,现代的和化石的孢粉研究资料、木材解剖学资料、血清学资料以及其它证据并不支持胡桃科同漆树科有密切关系。胡桃科和马尾树科的木材性状是比较原始的,黄杞复合群的三个属和马尾树属都具有梯状穿孔的导管,而漆树科几乎无例外地为单穿孔;叶表皮的性状,在胡桃科、马尾树科和桦木科之间也是相似的,在幼嫩部分具有盾状着生的腺鳞;血清学的研究 (Petersen 等, 1978, 1979) 表明: 胡桃科、杨梅科和山毛榉科所试验的属有一种强烈的相关性,而与漆树科之间不存在相关性;最有意义的证据是现代的和化石孢粉资料, Broome (1975) 认为马尾树科、胡桃科和桦木科植物的花粉是十分相似的,胡桃目、杨梅目、山毛榉目和木麻黄目 Casuarinales 的花粉起源于上白垩世赛诺姆期出现的正定粉 (Normapolles) 复合群, Van Campo (1976) 认为胡桃科的花粉是柔荑花序类的,从而支持 Wolfe (1973) 提出的胡桃目的亲缘线可以追溯到正定粉复合群的观点。总之,根据现在已获得的证据,胡桃目与杨梅目、山毛榉目有密切的联系,是金缕梅类植物演化最高级的一个类群。

参 考 文 献

- [1] 路安民, 1982: 论胡桃科植物的地理分布, 植物分类学报 20(3): 257—274。
- [2] 张芝玉, 1981: 马尾树科的形态及分类系统位置的讨论, 植物分类学报 19(2): 168—177。
- [3] 哈钦松著 (1926), 黄野萝译, 1937: 双子叶植物分类, 商务印书馆, 上海, 368—369 页。
- [4] 哈钦松著 (1934), 中国科学院植物研究所译, 1954: 有花植物科志, I. 双子叶植物, 商务印书馆, 上海, 378—380 页。
- [5] Cronquist, A., 1981: An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York.
- [6] Dahlgren, R., 1983: General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics, Nord. J. Bot. 3: 119—149.
- [7] Dilcher, D. L., F. W. Potter & W. L. Crepet, 1976: Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: juglandaceous winged.
- [8] Erdtman, G., 1952: Pollen morphology and plant taxonomy. An introduction to palynology. I. Angiosperms. Almqvist et Wiksells. Stockholm.
- [9] Handel-Mazzetti, H., 1932: Rhoipteleaceae eine neue familie der monochlamydeen. Reperi. Spec. Nov. Veg. 30: 75—80.
- [10] Hjelmqvist, H., 1948: Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. Bot. Not., Suppl. 2: 1—171.
- [11] Hu, H. H., 1950: A polyphyletic system of classification of angiosperms. Science Record 3(2—4): 221—230.
- [12] Hutchinson, J., 1959: The families of flowering plants, ed. 2. Clarendon Press, Oxford.

- [13] Manchester, S. R., 1987: The fossil history of the *Juglandaceae*. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden.
- [14] Manning, W. E., 1938: The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. I. The inflorescence. *Amer. J. Bot.* 25: 407—419.
- [15] ———, 1940: The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. II. The pistillate flowers and fruit. *Amer. J. Bot.* 27: 839—852.
- [16] ———, 1970: *Juglandales*, In: P. Gray (ed.): Encyclopedia of Biological Sciences, ed. 2. Van Nostrand Reinhold, New York, 468—469.
- [17] Petersen, F., & D. Fairbrothers, 1978: A serological investigation of selected amentiferous taxa. *Serol. Mus. Bull.* 53: 10.
- [18] ———, 1979 (1980): Serological investigation of selected amentiferous taxa. *Syst. Bot.* 4: 230—241.
- [19] Stone, D. E., 1973: Patterns in the evolution of Amentiferous fruit. *Brittonia* 25: 371—384.
- [20] Takhtajan, A., 1980: Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225—359.
- [21] ———, 1987: System of Magnoliophyta. Leninopol (in Russian).
- [22] Thorne, R. F., 1983: Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 85—117.
- [23] Van Campo, M., 1976: Patterns of pollen morphological variation within taxa. In I. K. Ferguson & J. Muir, (eds.): The evolutionary significance of the exine. Linn. Soc. Symp. Ser. No. 1, Academic Press. London & New York. 125—137.
- [24] Withner, C. L., 1941: Stem anatomy and phylogeny of the *Rhoipteleaceae*. *Amer. J. Bot.* 28: 872—878
- [25] Wolfe, J. A., 1973: Fossil forms of Amentiferae. *Brittonia* 25: 334—355.